Variation de la teneur en eau en fonction de la taille corporelle dans une population du diplopode *Polyzonium germanicum*

Guy VANNIER & Jean-François DAVID

CNRS, Laboratoire d'Ecologie Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle
4 avenue du Petit Château, F-91800 Brunoy, France

RÉSUMÉ

Des échantillons saisonniers de *Polyzonium germanicum*, comprenant des individus de différente taille, ont été prélevés en forêt d'Orléans. La teneur en eau, exprimée en pourcentage de la masse sèche, a été mesurée chez chaque individu. Quand la masse sèche est prise comme critère de taille, la variation de la teneur en eau en fonction de la taille peut être analysée à l'aide d'un modèle de régression. La relation masse fraîche-masse sèche est linéaire ($Y = a + bX$) et le signe de l'ordonnée à l'origine (a) permet de prévoir le sens de variation de la teneur en eau en fonction de la masse sèche — qui suit une relation hyperbolique si $a \neq 0$. Dans la population étudiée, a est positif, ce qui implique que la teneur en eau décroît quand la masse sèche augmente. Les influences de la saison et du sexe sont analysées de la même façon. Quand le nombre d'anneaux du corps est pris comme critère de taille, cela permet de préciser le stade de développement des individus. Mais l'utilisation des modèles de régresssion se complique et il faut recourir aux comparaisons de moyennes pour étudier les variations de la teneur en eau en fonction de la taille, de la saison et du sexe. Les deux méthodes montrent que la baisse de la teneur en eau quand la taille corporelle augmente est plus marquée chez les femelles que chez les mâles. De plus, quels que soient la taille et le sexe des individus, leur teneur en eau varie saisonnièrement, avec des valeurs plus élevées l'été que l'hiver. Ces résultats sont discutés à la lumière des connaissances sur l'écologie et la biologie de l'espèce.

ABSTRACT

Water content in relation to body size in a population of the millipede *Polyzonium germanicum*.

Polyzonium germanicum individuals of nearly all sizes were collected seasonnaly in the forest of Orléans (France). Water content, expressed as a percentage of dry mass, was determined for each specimen. When body size is equated with dry mass, the changes in water content with body size can be analysed using regression models. The relationship between fresh mass and dry mass is linear ($Y = a + bX$), and the sign of the intercept (a) makes it possible to predict the direction of variation in water content *vs.* dry mass — which is a hyperbolic relation if $a \neq 0$. In the population studied a is positive, *i.e.* water content decreases as dry mass increases. The influence of season and sex is studied in the same way. Body size can also be expressed as a number of rings, which makes it possible to distinguish the stages of development. However, regression analyses are not so straightforward as above, because of curvilinear relationships between mass components and number of body rings. In this case, classic comparisons of means are used to study the changes in water content with body size, sex and season. Both methods show that the decrease in water content as body size increases is more pronounced in females than in males. A seasonal effect on water content is apparent, animals of all stages being more hydrated in warm and dry season than in cold and moist season. These results are discussed taking biological and ecological features of the species into consideration.

VANNIER, G. & DAVID, J.-F., 1996. — Variation de la teneur en eau en fonction de la taille corporelle dans une population du diplopode *Polyzonium germanicum*. *In*: GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY - JACQUEMIN, M., (eds), Acta Myriapodologica. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, **169** : 461-471. Paris ISBN : 2-85653-502-X.

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

L'économie hydrique des Diplopodes a surtout été étudiée sous l'angle de la résistance à la dessiccation et des mesures de transpiration, dans le but d'établir des relations entre la distribution géographique des espèces et les conditions climatiques de leur habitat (PERTTUNEN, 1953 ; BARLOW, 1957 ; HAACKER, 1968 ; O'NEILL, 1969 ; CRAWFORD, 1972 ; STEWART & WOODRING, 1973 ; BAKER, 1980 ; WEGENSTEINER, 1982 ; MEYER & EISENBEIS, 1985). D'autres auteurs ont abordé le sujet à travers l'étude de l'ovogénèse (CRAWFORD & WARBURG, 1982) ou l'analyse du milieu intérieur en évaluant les réponses osmotiques des individus selon leur degré de déshydratation et de réhydratation (*e.g.* WOODRING, 1974 ; RIDDLE *et al.*, 1976 ; RIDDLE, 1985).

Nous avons abordé l'étude de la teneur en eau corporelle chez le diplopode *Polyzonium germanicum* Brandt, 1831, dont nous connaissons le cycle biologique (DAVID & COURET, 1985) et les préférences écologiques (DAVID, 1990). Notre contribution diffère des précédentes en ce qu'elle utilise des relations statistiques nouvelles qui mettent en évidence la variation de paramètres caractérisant l'état hydrique des individus à l'intérieur d'un échantillon représentatif de tous les stades de développement au sein d'une population. C'est ainsi que la relation du premier degré qui lie la masse fraîche à la masse sèche permet de connaître le sens de variation de l'hyperbole qui lie la teneur en eau corporelle à la masse sèche considérée comme critère de taille (VANNIER, 1975). Ces variations ont été étudiées en fonction des saisons et en fonction du sexe. D'autres relations ont été formulées en prenant plus classiquement comme critère de taille le nombre d'anneaux pédifères ; elles ont également permis de montrer un effet saisonnier des variations hydriques corporelles.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Quelques dizaines d'individus de *P. germanicum* ont été récoltés environ tous les deux mois au cours d'une période allant de mars 1991 à octobre 1992. Le site de prélèvements est une litière de pins sylvestres (*Pinus silvestris*) dans le massif d'Ingrannes de la Forêt d'Orléans (120 km au sud de Paris) ; le site a été décrit en détail par DAVID (1990) (site n° 10).

L'échantillonnage des animaux a été effectué par une recherche manuelle directe à l'aide de pinces brucelles de manière à capturer l'éventail le plus complet possible des classes de taille présentes dans la litière. Les individus ainsi capturés ont été ramenés sans tarder au laboratoire. Ils ont été pesés à l'aide d'une microélectrobalance (précision 1 microgramme) pour mesurer leur masse fraîche ; placés ensuite dans une étuve (60°C) pendant 48 heures, puis transférés dans un dessiccateur (0% H.R.) pour une durée de 15 jours et obtenir leur masse sèche.

Le nombre d'anneaux pédifères et le sexe ont été déterminés sur les carcasses sèches après un court passage dans une solution de potasse à 10%.

Au cours de notre étude, nous avons traité un ensemble de 279 individus segmentés et 5 oeufs.

RÉSULTATS

Variation de la teneur en eau corporelle par rapport à la masse sèche

1.- Rappel du principe de l'analyse mathématique

La masse fraîche (Y) est lié à la masse sèche (X) par une relation linéaire :

$$Y = a + bX \quad (1)$$

La pente (b) de la droite est toujours positive.

A l'aide de cette équation, on démontre que la relation entre la teneur en eau (W exprimée par rapport à la masse sèche) et la masse sèche (X) est une fonction hyperbolique de la forme :

$$W = a/X + (b-1) \quad (2)$$

Trois cas peuvent se présenter :

- lorsque la constante (a) de l'équation (1) est positive, la dérivée de l'équation (2), $W' = -a/X^2$, est négative ;
- lorsque la constante (a) de l'équation (1) est négative, la dérivée de l'hyperbole est positive ;

Source : MNHN, Paris

- lorsque la constante (a) de l'équation (1) est nulle, l'hyperbole se confond avec une droite parallèle à l'axe des masses sèches et tous les individus ont alors la même teneur en eau :

$W = b - 1$.

Ainsi donc le signe de la constante (a) de la relation linéaire entre la masse fraîche et la masse sèche indique le sens de variation de la teneur en eau corporelle dans la population sans même avoir besoin de la calculer (VANNIER, 1975).

2.- Étude de l'ensemble des individus échantillonnés

La relation qui lie les masses fraîches (Y) aux masses sèches (X) des 279 animaux s'écrit :

$$Y = 0,321 + 1,979 X \text{ avec } R^2 = 0,97$$

La constante de l'équation est positive à l'intérieur de limites de confiance comprises entre + 0,454 et + 0,188, au seuil de 95% (Fig. 1a).

Dans ce grand échantillon qui comprend la plupart des stades de développement de *P. germanicum*, la moyenne des masses fraîches (± erreur standard) est de 5,039 mg ± 0,264, celle des masses sèches est de 2,384 mg ± 0,131.

La relation qui lie la teneur en eau (W exprimée en pourcentage) à la masse sèche (X exprimée en milligrammes) est donc une hyperbole convexe (Fig. 1b) :

$$W\% = 32,1/X + 97,9$$

avec une dérivée négative : $W' = -32,1/X^2$ et une limite théorique de la teneur en eau corporelle chez les plus grands individus égale à 97,9%. Cet exemple révélant que les jeunes individus sont plus riches en eau que les individus adultes est le plus fréquemment rencontré dans la nature. Les deux autres cas de figure indiquant l'inverse ou montrant des valeurs stables de la teneur en eau quel que soit la masse sèche sont plus exceptionnels. La teneur en eau moyenne des 279 individus est de 121,06% ± 2,05.

3.- Étude des variations saisonnières sans distinction des sexes

La dispersion des points observée sur la Figure. 1b nous a incités à rechercher son origine dans un effet saisonnier. Nous avons analysé nos données en les regroupant en trois catégories correspondant aux animaux récoltés en hiver du 9 décembre au 19 mars (n = 126), ceux récoltés à la fin du printemps et au début de l'été du 21 mai au 9 juillet (n = 104) et ceux récoltés au début de l'automne du 30 septembre au 9 octobre (n = 49).

Les relations linéaires entre masse fraîche (Y) et masse sèche (X) correspondant à ces trois situations s'écrivent comme suit :

- Hiver : $Y_H = 0,183 + 1,867 X$ avec $R^2 = 0,995$
- Eté : $Y_E = 0,173 + 2,280 X$ avec $R^2 = 0,987$
- Automne : $Y_A = 0,760 + 1,843 X$ avec $R^2 = 0,975$

Les constantes (a) de ces trois équations linéaires sont toutes significativement positives au seuil de 95% :

- Hiver : $+ 0,264 < a < + 0,102$
- Eté : $+ 0,326 < a < + 0,020$
- Automne : $+ 1,037 < a < + 0,483$

De cette première analyse, on peut déjà relever que la pente de droite de l'été est significativement plus élevée que celle caractérisant les deux autres saisons ($P < 0,001$) ; que la teneur en eau des plus jeunes individus est dans les trois cas de saison supérieure à celle des plus âgés ; celle-ci tend vers des limites significativement différentes : 128% en été, 87 et 84% respectivement en hiver et en automne.

Source : MNHN, Paris

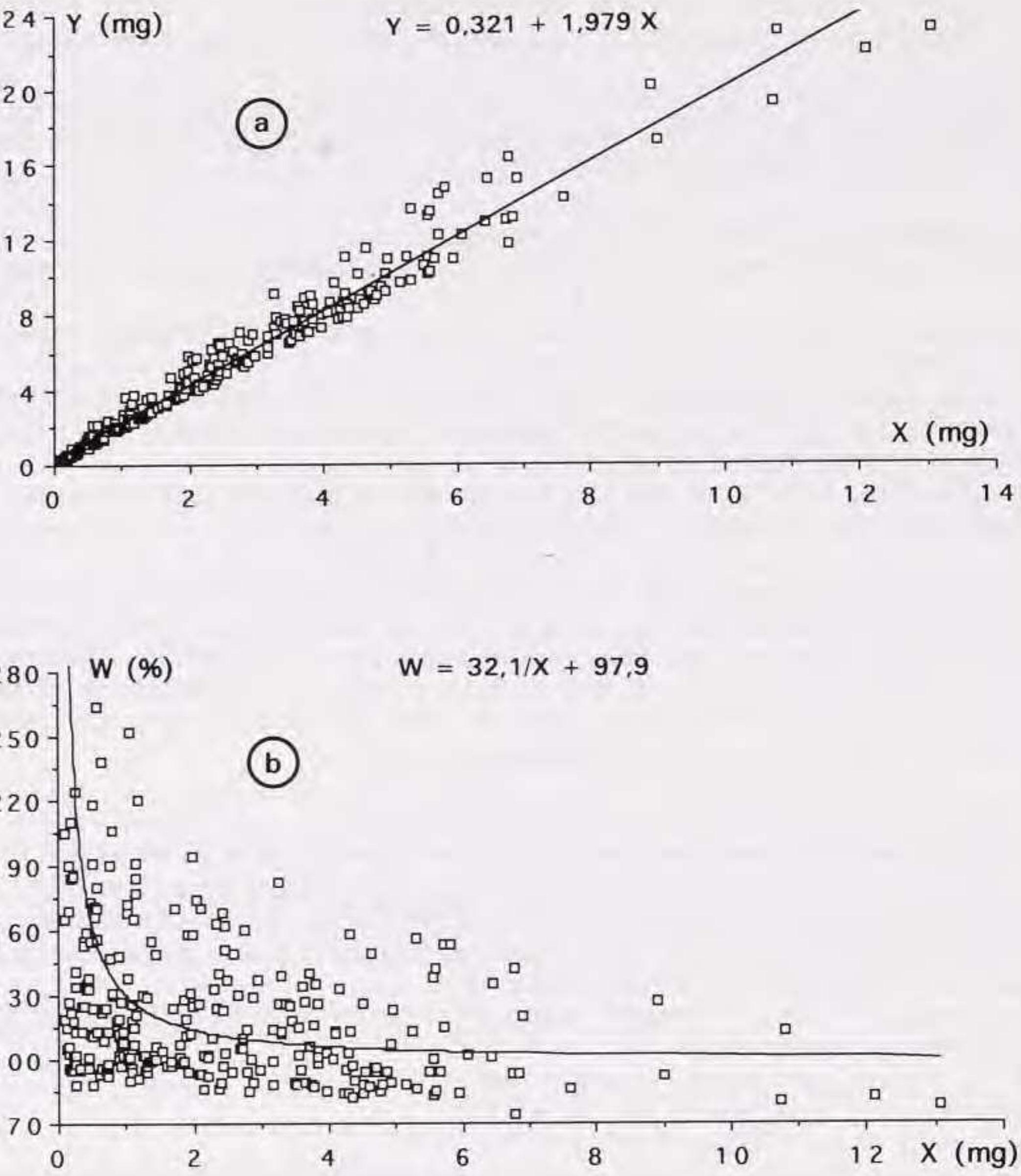


FIG. 1. — Relations hydriques chez les 279 individus échantillonnés de mars 1991 à octobre 1992. **a** : Relation linéaire entre la masse fraîche (Y) et la masse sèche (X). **b** : Relation hyperbolique entre la teneur en eau corporelle (W, en pourcentage de la masse sèche) et la masse sèche (X).

FIG. 1. — Water relationships for the whole sample (n = 279). ***a:*** *Linear relation between fresh mass (Y) and dry mass (X).* ***b:*** *Hyperbolic relation between relative water content (W expressed as a percentage of dry mass) and dry mass (X).*

Les hyperboles correspondant aux trois saisons sont représentées sur la Figure 2. Leur étagement démontre bien que les teneurs en eau des animaux d'été sont systématiquement supérieures à celles des deux autres saisons. On remarque aussi qu'en automne, saison intermédiaire, les individus de petite taille possèdent des teneurs en eau élevées proches de celles mesurées en été ; au contraire les individus de plus grande taille tendent vers des valeurs faibles, proches de celles rencontrées en hiver.

Source : MNHN, Paris

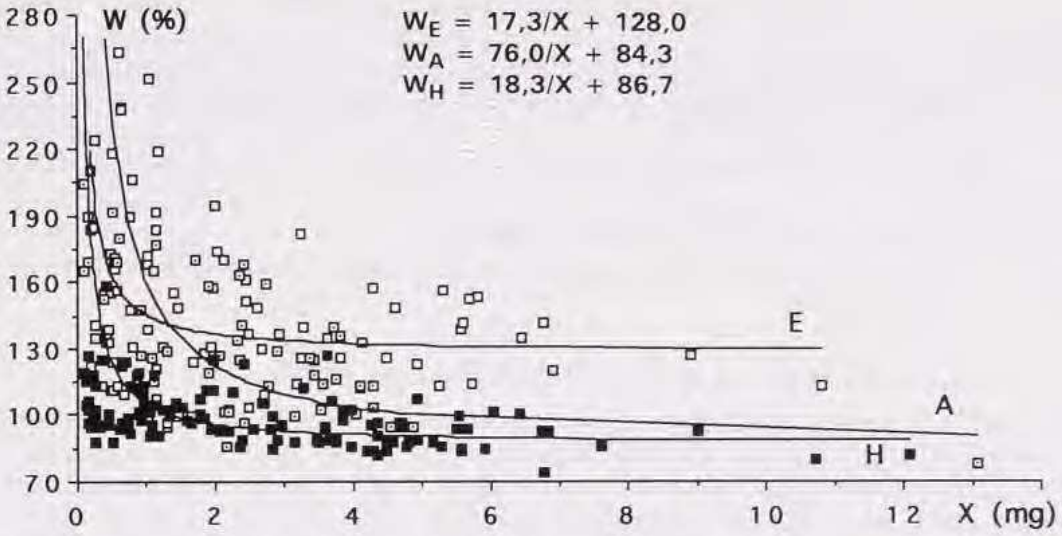


FIG. 2. — Variations saisonnières de la relation hyperbolique entre la teneur en eau corporelle (W, en pourcentage de la masse sèche) et la masse sèche (X) chez les individus récoltés au cours de l'été (E ; carrés blancs), l'automne (A ; carrés pointés) et l'hiver (H ; carrés noirs).

FIG. 2. — Seasonal changes in the hyperbolic relation between water content (W expressed as a percentage of dry mass) and dry mass (X) (E = summer; white squares) (A = autumn; dotted squares) (H = winter; black squares).

4.- Étude des variations saisonnières selon les sexes

a) Les femelles sont analysées avec les jeunes individus indifférenciés en fonction des trois périodes saisonnières : hiver (n = 78), été (n = 64), automne (n = 31). Les équations linéaires entre masses fraîches (Y) et masses sèches (X) correspondant aux trois situations climatiques s'énoncent comme suit :

- Hiver : $Y_H = 0{,}137 + 1{,}867\ X$ avec $R^2 = 0{,}996$
- Eté : $Y_E = 0{,}203 + 2{,}276\ X$ avec $R^2 = 0{,}987$
- Automne : $Y_A = 0{,}980 + 1{,}811\ X$ avec $R^2 = 0{,}974$

Les constantes (a) de ces trois équations linéaires peuvent être considérées comme significativement positives au seuil de 95% en hiver et à l'automne :

- Hiver : $+ 0{,}244 < a < + 0{,}030$
- Eté : $+ 0{,}411 < a < - 0{,}005$
- Automne : $+ 1{,}395 < a < + 0{,}565$

b) De la même manière, les mâles et les jeunes individus indifférenciés ont été rassemblés dans chacune des trois périodes du cycle annuel que nous avons analysées : hiver (n = 69), été (n = 45), automne (n = 22). Les équations linéaires entre masse fraîche (Y) et masse sèche (X) correspondant aux trois saisons s'écrivent comme suit :

- Hiver : $Y_H = 0{,}048 + 1{,}968\ X$ avec $R^2 = 0{,}990$
- Eté : $Y_E = 0{,}124 + 2{,}286\ X$ avec $R^2 = 0{,}985$
- Automne : $Y_A = 0{,}288 + 1{,}960\ X$ avec $R^2 = 0{,}987$

Les constantes (a) des équations linéaires ci-dessus sont comprises dans un intervalle de valeurs significativement positives à l'automne, mais non significativement différentes de zéro l'hiver et l'été :

- Hiver : $+ 0{,}134 < a < - 0{,}038$
- Eté : $+ 0{,}324 < a < - 0{,}076$
- Automne : $+ 0{,}490 < a < + 0{,}086$

La variation de la teneur en eau en fonction de la taille est donc soit décroissante (a > 0), soit à peu près constante (a # 0), mais jamais croissante chez *P. germanicum*. La diminution de

Source : MNHN, Paris

la teneur en eau quand la taille augmente semble aussi plus significative chez les femelles que chez les mâles.

Les équations linéaires montrent en outre que les limites minimales théoriques de la teneur en eau sont variables selon les saisons. En hiver, cette limite est atteinte chez les femelles vers 86,7% et chez les mâles vers 96,8%. En été, elle est atteinte chez les femelles et les mâles vers des valeurs plus élevées et très proches l'une de l'autre, respectivement 127,6% et 128,6%. En automne, les limites ne sont pas significativement différentes de celles calculées en hiver ; elles sont de 81,1% chez les femelles et 96% chez les mâles.

Il ressort nettement de cette analyse que les femelles comme les mâles sont plus riches en eau pendant la période estivale.

Variation de la teneur en eau par rapport au nombre d'anneaux pédifères

1.- Comparaison des valeurs moyennes de la teneur en eau en fonction du sexe et des saisons

Le Tableau 1 répartit l'ensemble de l'échantillon de 279 individus en classes de nombre d'anneaux pédifères, correspondant, pour chaque sexe, à des étapes du développement post-embryonnaire, avec une référence concernant quelques oeufs pondus au début de l'été. Les teneurs en eau moyennes de six classes de tailles biologiquement significatives ont été calculées pour comparer deux saisons opposées.

TABLEAU 1. — Valeurs moyennes de la teneur en eau corporelle (en % de la masse sèche) en fonction du sexe et des saisons au cours du cycle vital de *P. germanicum*.

TABLE 1. — Average water content of P. germanicum *(expressed as a % of dry mass ± standard error), in relation to number of rings, sex and season (Hiver = winter; Eté = summer).*

ANNEAUX PEDIFERES	SEXES	PHASES	STADES	TENEURS EN EAU (% ± E.S.)	
				HIVER	ÉTÉ
0	—	Oeufs	—	—	205 ± 5
8 à 11	—	Immatures	III	103 ± 2	117 ± 15
13 à 15	Mâles	Immatures	IV	—	128 ± 6
"	Femelles	Immatures	IV	—	158 ± 17
17 à 25	Mâles	Adultes	V à VII	102 ± 3	149 ± 9
"	Femelles	Immatures	V à VI	108 ± 6	120 ± 8
28 à 34	Mâles	Adultes	VII à IX	98 ± 2	159 ± 30
"	Femelles	Adultes	VII à IX	91 ± 2	172 ± 16
35 à 40	Mâles	Adultes	VIII à XI	103 ± 4	130 ± 8
"	Femelles	Adultes	VIII à XI	93 ± 2	141 ± 4
41 à 54	Mâles	Adultes	IX à XIII	103 ± 12	136 ± 6
"	Femelles	Adultes	IX à XIII	81 ± 1	131 ± 9

a) En hiver, le pourcentage d'eau des mâles est à peu près constant quel que soit le stade de développement. Il n'est pas significativement différent de celui des immatures du stade III (8-11 anneaux). Chez les femelles, la teneur en eau décroît significativement quand la taille augmente et de manière accentuée à partir de la maturité (28-34 anneaux) pendant la formation des oocytes en période hivernale. On remarquera que les femelles immatures (17-25 anneaux) possèdent une teneur en eau moyenne qui ne diffère pas significativement de celle des formes immatures du stade III (8-11 anneaux).

Source : MNHN, Paris

b) En été, les teneurs en eau moyennes sont toujours plus élevées qu'en hiver, même si les tests de comparaison de STUDENT et de MANN-WHITNEY ne sont pas tous probants. On notera que les erreurs standards dans les deux sexes sont plus élevées en été qu'en hiver (dans huit cas sur neuf) ; cette plus grande dispersion des valeurs de la teneur en eau corporelle pendant la saison chaude peut avoir une signification biologique.

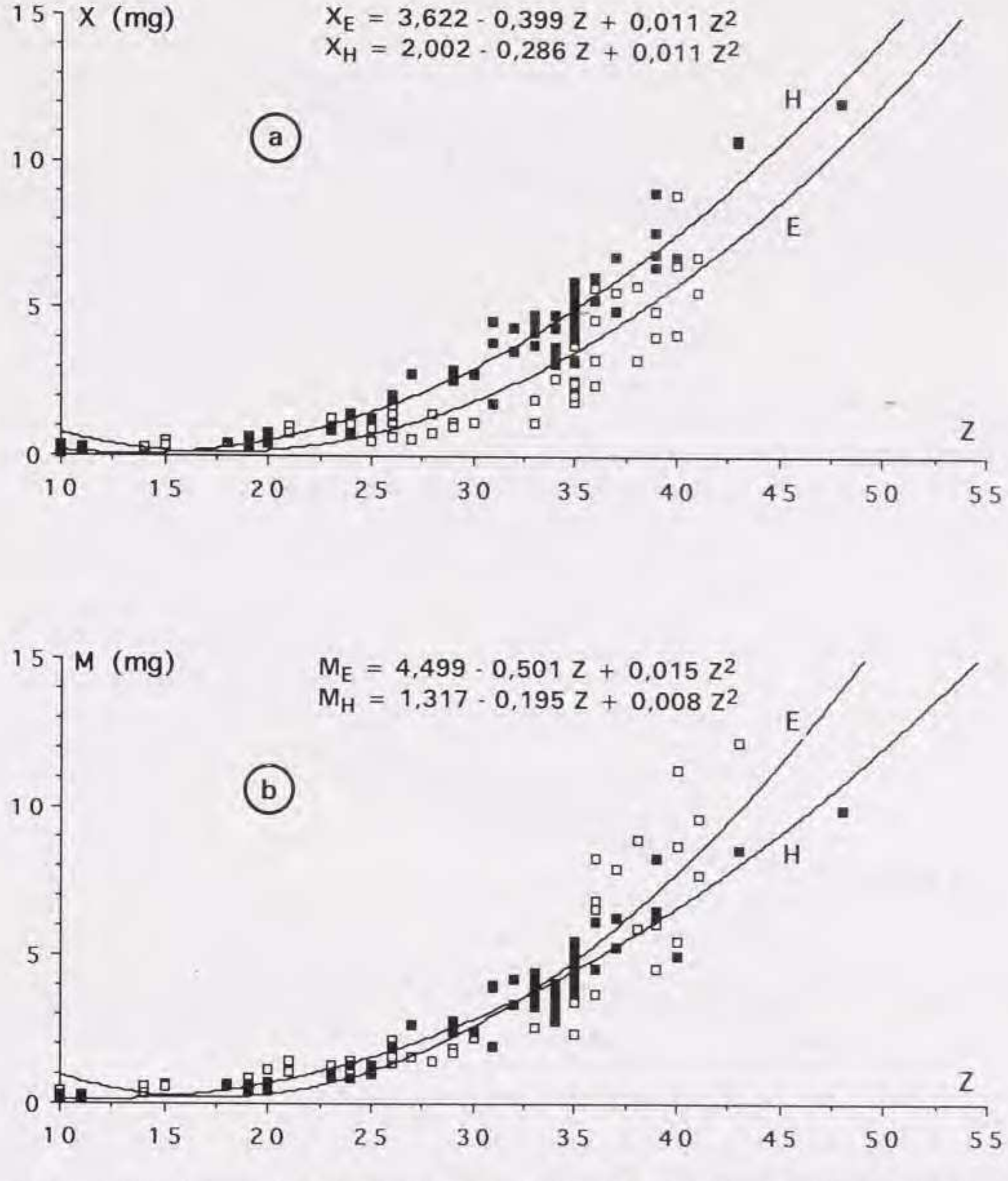
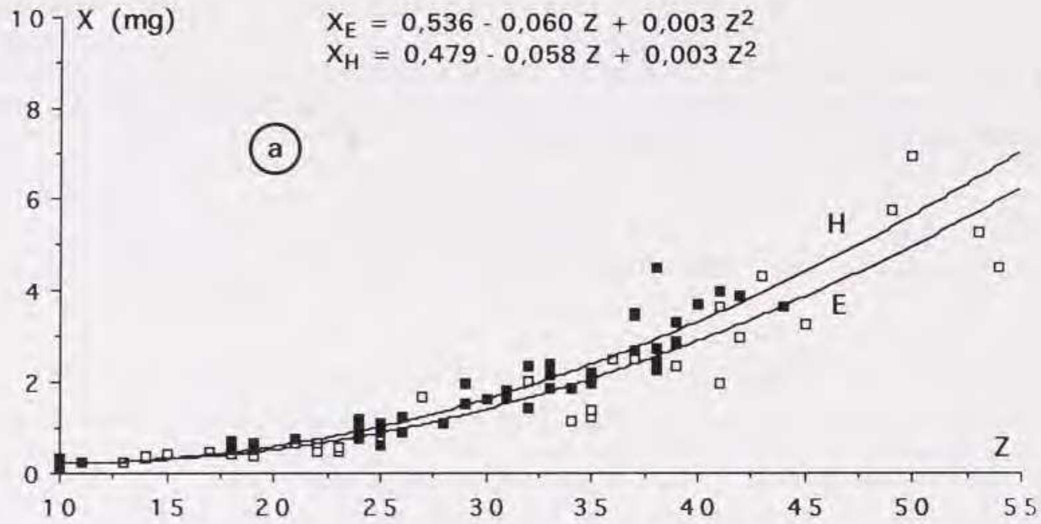


FIG. 3. — Relations entre la masse et le nombre d'anneaux pédifères chez les femelles et les jeunes (*P. germanicum*) récoltés au cours de l'été (E ; carrés blancs) et de l'hiver (H ; carrés noirs). **a** : Variations saisonnières de la relation du second degré entre la masse sèche (X) et le nombre d'anneaux pédifères (Z). **b** : Variations saisonnières de la relation du second degré entre la masse d'eau corporelle (M) et le nombre d'anneaux pédifères (Z).

FIG. 3. — Relationships between mass components and number of podous rings in females and juveniles (P. germanicum) *collected in two seasons (E = summer; white squares) (H = winter; black squares).* ***a:*** *Seasonal changes in the quadratic regression of dry mass (X) versus the number of rings (Z).* ***b:*** *Seasonal changes in the quadratic regression of water mass (M) versus the number of rings (Z).*

Source : MNHN, Paris



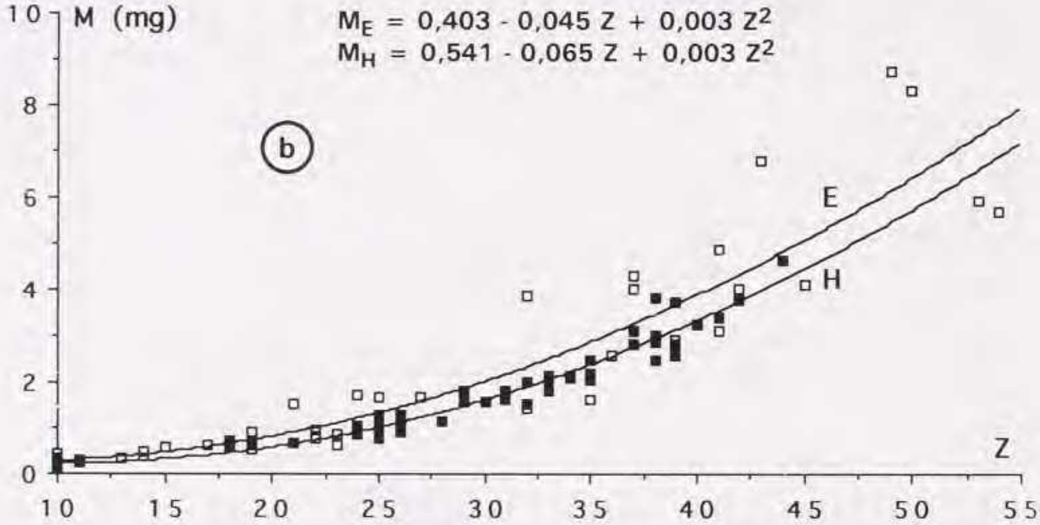


FIG. 4. — Relations entre masse et nombre d'anneaux pédifères chez les mâles et les jeunes (*P. germanicum*) récoltés au cours de l'été (E ; carrés blancs) et de l'hiver (H ; carrés noirs). **a** : Variations saisonnières de la relation du second degré entre la masse sèche (X) et le nombre d'anneaux pédifères (Z). **b** : Variations saisonnières de la relation du second degré entre la masse d'eau corporelle (M) et le nombre d'anneaux pédifères (Z).

FIG. 4. — Relationships between weight components and number of podous rings in males and juveniles (P. germanicum) *collected in two seasons (E = summer; white squares) (H = winter; black squares).* ***a:*** *Seasonal changes in the quadratic regression of dry mass (X) versus the number of rings (Z).* ***b:*** *Seasonal changes in the quadratic regression of water mass (M) versus the number of rings (Z).*

2.- Étude complémentaire des variations saisonnières en fonction du sexe

Du point de vue dimensionnel, le nombre d'anneaux pédifères a l'avantage d'être appréhendé indépendamment des mesures pondérales et permet donc de tester si les variations saisonnières de la teneur en eau sont imputables soit aux changements de masse d'eau, soit aux variations de masse sèche.

Source : MNHN, Paris

Chez les formes indifférenciées correspondant au stade III du développement, la masse sèche est la même dans les échantillons d'hiver et d'été (0,21 mg) ; cependant la masse d'eau est significativement plus élevée en été qu'en hiver (respectivement 0,36 mg et 0,21 mg ; $P < 0,01$).

Chez les femelles et chez les mâles on compare les équations de régression soit de la masse sèche (X), soit de la masse d'eau (M) en fonction du nombre d'anneaux pédifères (Z) entre l'hiver et l'été. Le fait nouveau est que toutes les régressions sont des fonctions du second degré.

Chez les jeunes et les femelles, les variations de la masse sèche (X) en fonction du nombre d'anneaux pédifères (Z) correspondent aux trinômes suivants (Fig. 3a) :

- Hiver : $Y_H = 2,002 - 0,286\ Z + 0,011\ Z^2$ avec $R^2 = 0,950$
- Eté : $Y_E = 3,622 - 0,399\ Z + 0,011\ Z^2$ avec $R^2 = 0,806$

A nombre d'anneaux pédifères égal, la masse sèche tend à être plus faible en été qu'en hiver, principalement chez les femelles adultes à partir du stade VII porteur de 28 anneaux et plus.

L'évolution de la masse d'eau (M) chez les femelles par rapport au même critère de taille (Z) suit le même type d'équation (Fig. 3b) :

- Hiver : $M_H = 1,317 - 0,195\ Z + 0,008\ Z^2$ avec $R^2 = 0,944$
- Eté : $M_E = 4,499 - 0,501\ Z + 0,015\ Z^2$ avec $R^2 = 0,844$

La masse d'eau corporelle tend à être plus élevée en été qu'en hiver. Cependant, un chevauchement des deux courbes vers le 35ème anneau montre que les femelles de tailles comprises entre 28 et 34 anneaux (stades VII à IX) ont une masse d'eau plus faible en été qu'en hiver ; chez les femelles plus grandes ou plus petites la tendance générale est respectée.

Chez les jeunes et les mâles, les équations du second degré liant la masse sèche (X) au nombre d'anneaux pédifères (Z) s'écrivent comme suit (Fig. 4a) :

- Hiver : $X_H = 0,479 - 0,058\ Z + 0,003\ Z^2$ avec $R^2 = 0,927$
- Eté : $X_E = 0,536 - 0,060\ Z + 0,003\ Z^2$ avec $R^2 = 0,887$

A nombre d'anneaux pédifères égal, la masse sèche est plus faible chez les individus de l'été, mais de manière moins marquée que chez les femelles.

Les variations de la masse d'eau (M) chez les mâles en fonction du nombre d'anneaux pédifères (Z) sont aussi représentées sur la Figure 4b et les équations s'écrivent :

- Hiver : $M_H = 0,541 - 0,065\ Z + 0,003\ Z^2$ avec $R^2 = 0,965$
- Eté : $M_E = 0,403 - 0,045\ Z + 0,003\ Z^2$ avec $R^2 = 0,844$

La masse d'eau corporelle tend à être plus élevée en été qu'en hiver, mais de façon moins accentuée que chez les femelles.

Dans les deux sexes, on a constaté les mêmes tendances : à niveau de développement égal, les masses sèches sont plus élevées en hiver qu'en été, alors que c'est l'inverse pour les masses d'eau. Ces deux observations ont pour conséquence de réduire la valeur relative de la teneur en eau en hiver et de l'augmenter en été. Ce phénomène dépendant des stades a moins d'amplitude chez les mâles que chez les femelles.

DISCUSSION & CONCLUSION

Notre étude sur *P. germanicum* reprend des points traités par les auteurs qui ont abordé le problème de l'économie hydrique chez les diplopodes. De manière non équivoque, nous savons maintenant que les teneurs en eau corporelle varient selon les saisons et sont dépendantes de l'âge et du sexe des individus selon des fonctions spécifiques (hyperboles, trinômes). Cependant, il n'est pas très aisé de reconnaître l'influence prépondérante d'un facteur ou d'un autre sur les variations de la teneur en eau corporelle dans une population aussi complexe que celle de *P. germanicum* dont le cycle biologique se développe sur plusieurs années (DAVID & COURET, 1985).

Source : MNHN, Paris

Parmi les facteurs intrinsèques qui influent sur les variations de la teneur en eau des individus, la croissance est déterminante. Dans nos relevés, nous avons montré que la teneur en eau tend à diminuer quand la taille augmente. Cette diminution est surtout visible en hiver, quand la dispersion des mesures hydriques est la plus étroite. En outre, la comparaison entre sexes montre que cette décroissance concerne principalement les femelles. Deux interprétations peuvent être avancées :

1. La masse sèche des femelles à stade égal est plus élevée que celle des mâles, ce qui peut se répercuter sur le calcul de la valeur relative de la teneur en eau.

2. Les tissus reproducteurs (corps gras, ovocytes) peuvent peser sur cette différence entre sexes, car on constate que la teneur en eau diminue surtout chez les femelles adultes reproductrices (Tableau 1).

BAKER (1980) a également mis en évidence une diminution de la teneur en eau en fonction de la masse sèche chez le iulide *Ommatoiulus moreleti* dont les femelles sont plus riches en eau que les mâles, contrairement à *P. germanicum*.

Les saisons marquent de leur empreinte les variations de la teneur en eau corporelle. L'opposition été-hiver, saison chaude-saison froide, est manifeste (Figs. 2-4, Tableau 1). Plusieurs mécanismes liés à la phénologie du cycle vital de *P. germanicum* peuvent être mis en cause :

- La masse sèche d'un individu de stade donné tend à être plus faible en été qu'en hiver. A cela trois explications possibles : a) Le rejet de la mue en période estivale ; mais dans nos relevés du début de l'été beaucoup d'individus n'avaient pas encore mué. b) Sachant que chez *P. germanicum* le stock d'ovocytes se constitue en hiver et que la ponte a lieu à la fin du printemps (COURET & DAVID, 1985 ; DAVID & COURET, 1985), le corps des femelles se trouve donc allégé au début de l'été. c) Chez les deux sexes, les masses de graisses ont aussi leur part d'influence sur les fluctuations de la masse sèche. Nous développerons cet aspect dans un prochain article.

- La masse d'eau d'un individu à un stade donné tend à être plus élevée en été qu'en hiver. Nous proposons l'interprétation suivante : au début de l'été, avant la période d'exuviation, les animaux augmenteraient leurs réserves hydriques, comme l'un de nous l'a observé chez quatre espèces de Collemboles (VANNIER, 1981). Nous avons effectivement observé que de nombreux individus possédant des teneurs en eau élevées étaient proches de l'ecdysis. Les animaux du stade IV sont particulièrement représentatifs de ce phénomène de reprise hydrique. On ne les rencontre qu'au début de l'été et le plus souvent, ils viennent de muer. Leur teneur en eau (Tableau 1) est beaucoup plus élevée (128% chez les mâles, 158% chez les femelles) que celle des stades III d'hiver qui les ont précédés (103%).

Des variations saisonnières de la teneur en eau corporelle ont été signalées chez plusieurs espèces de diplopodes dans la littérature. Des valeurs maximales ont été trouvées au printemps et en été chez *Ommatoiulus moreleti* par BAKER (1980), comme chez *P. germanicum* de la forêt d'Orléans. Selon cet auteur, cela pourrait s'expliquer par des modifications de structure dans la population, comme la présence de gros individus à faible teneur en eau dans les échantillons d'hiver. Cette explication ne convient pas pour *P. germanicum* dans notre étude. Chez les Spirostreptidae, *Archispirostreptus tumuliporus* et *Orthoporus ornatus*, le maximum hydrique est atteint en hiver pour la première espèce qui vit en Israël et en été pour la seconde vivant dans le Sud des Etats-Unis. Ces observations ont été rapportées par CRAWFORD *et al.* (1987) et coïncident avec la saison humide. Selon ces auteurs, l'accroissement du taux hydrique corporel chez ces espèces peuplant des zones arides serait dû à l'ingestion de nourriture humide.

L'analyse que nous faisons de ces données bibliographiques peut se résumer en trois points : a) Le maximum hydrique au printemps et en été coïncide avec la période des mues chez *Ommatoiulus moreleti* (BAKER, 1980). b) C'est également avec les mues et avant la sortie en surface de *Archispirostreptus tumuliporus* que les teneurs en eau les plus fortes sont mesurées (CRAWFORD *et al.*, 1987). c) De même, l'augmentation de la masse d'eau dans la cuticule et les

Source : MNHN, Paris

tissus chez *Orthoporus ornatus* se produit en fin de saison sèche, avant la mue, précédant la période d'activité en saison humide (CRAWFORD, 1978).

Du point de vue biologique, il semble bien que *P. germanicum* réagisse de la même manière, avec une augmentation significative de la teneur en eau corporelle dans les mois qui encadrent la période de mue. L'économie hydrique des diplopodes serait davantage régie par des facteurs intrinsèques (crises physiologiques) que par des facteurs extrinsèques (climat).

RÉFÉRENCES

BAKER, G. H., 1980. — The water and temperature relationships of *Ommatoiulus moreletii* (Diplopoda: Iulidae). *J. Zool. (Lond.)*, **190** : 97-108.

BARLOW, C. A., 1957. — A factorial analysis of distribution in three species of diplopods. *Tijdschr. Entomol.*, **100** : 349-426.

COURET, T. & DAVID, J. F., 1985. — Recherche des stades de maturité sexuelle chez le Diplopode *Polyzonium germanicum* Brandt, 1831 (Polyzoniida). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **22** : 247-258.

CRAWFORD, C. S., 1972. — Water relations in a desert millipede *Orthoporus ornatus* (Girard) (Spirostreptidae). *Comp. Biochem. Physiol.*, **42(A)** : 521-535.

CRAWFORD, C. S., 1978. — Seasonal water balance in *Orthoporus ornatus*, a desert millipede. *Ecology*, **59** : 996-1004.

CRAWFORD, C. S., BERCOVITZ, K. & WARBURG, M. R., 1987. — Regional environments, life-history patterns, and habitat use of Spirostreptid millipedes in arid regions. *Zool. J. Linn. Soc.*, **89** : 63-88.

CRAWFORD, C. S. & WARBURG, M. R., 1982. — Water balance and apparent oocyte resorption in desert millipedes. *J. exp. Zool.*, **222** : 215-226.

DAVID, J.-F., 1990. — Habitat dimensions of Diplopoda in a temperate forest on acid soil. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **27** : 95-112.

DAVID, J. F. & COURET, T., 1985. — Le cycle biologique du Diplopode *Polyzonium germanicum* Brandt, 1831 (Polyzoniida). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **22** : 367-380.

HAACKER, U., 1968. — Deskriptive, experimentelle und vergleichende Untersuchungen zur Autökologie rhein-mainischer Diplopoden. *Oecologia (Berl.)*, **1** : 87-129.

MEYER, E. & EISENBEIS, G., 1985. — Water relations in millipedes from some Alpine habitat types (Central Alps, Tyrol) (Diplopoda). *Bijdr. Dierkd.*, **55** : 131-142.

O'NEILL, R. V., 1969. — Comparative desiccation tolerance in seven species of millipedes. *Am. Midl. Nat.*, **82** : 182-187.

PERTTUNEN, V., 1953. — Reactions of diplopods to the relative humidity of the air. *Ann. Zool. Soc. Zool. -Bot. Fenn. Vanamo*, **16** : 1-69.

RIDDLE, W. A., 1985. — Hemolymph osmoregulation in several Myriapods and Arachnids. *Comp. Biochem. Physiol.*, **80(A)** : 313-323.

RIDDLE, W. A., CRAWFORD, C. S. & ZEITONE, A. M., 1976. — Patterns of hemolymph osmoregulation in three desert arthropods. *J. Comp. Physiol.*, **112(B)** : 295-305.

STEWART, T. C. & WOODRING, J. P., 1973. — Anatomical and physiological studies of water balance in the millipedes *Pachydesmus crassicutis* (Polydesmida) and *Orthoporus texicolens* (Spirobolida). *Comp. Biochem. Physiol.*, **44(A)** : 735-750.

VANNIER, G., 1975. — Les trois cas de figure de la relation teneur en eau corporelle-poids sec chez un insecte Collembole au cours du cycle annuel. *C. R. Acad. Sci. Sér. D*, **280** : 117-120.

VANNIER, G., 1981. — Déséquilibre de la balance hydrique corporelle chez quatre espèces d'insectes Collemboles après un jeûne de courte durée. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **18** : 29-38.

WEGENSTEINER, R., 1982. — Zusammenhänge zwischen der ökologischen Potenz von *Polyzonium germanicum* Brandt (Diplopoda, Colobognatha) und Standortparametern im Vorderen Rotmooz (Lunz, NÖ). *Zool. Jahrb. Syst.*, **109** : 309-327.

WOODRING, J. P., 1974. — Effects of rapid and slow dehydration on the hemolymph osmolarity and Na^+-K^+ concentration in the millipede *Pachydesmus crassicutis*. *Comp. Biochem. Physiol.*, **49(A)** : 115-119.

Source : MNHN, Paris